ORSAY
Série A
N° d'Ordre :
1040

PARIJS

POLYMORPHISME ET MODES DE REPRODUCTION DANS LA SECTION DES MAXIMAE DU GENRE PANICUM (GRAMINEES) EN AFRIQUE.

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie la thèse de Doctorat ès-Sciences Naturelles

enregistrée au C.N.R.S. sous le numéro : A.O. 7975

COMBES Daniel

Soutenue le 4 décembre 1972 à l'Université de Paris-Sud - Centre d'ORSAY

devant le jury : MM. RIZET — Président

NOZERAN, CAMUS, DEMARLY, LOROUGNON — Examinateurs

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550019_0008

C. R. Acad. Sc. Paris, t. 270, p. 1992-1995 (20 avril 1970) Série D

PHYTOGÉNÉTIQUE. — *Différenciation des populations naturelles du* Panicum maximum *Jacq. en Côte-d'Ivoire par acquisition de modifications transmissibles, les unes par graines apomictiques, d'autres par multiplication végétative.* Note (*) de MM. **Jean Pernes, Daniel Combes** et M^me^ **Régine Réné-Chaume,** présentée par M. Roger Gautheret.

Le groupe de populations du type II du *Panicum maximum* Jacq. (Graminée) a acquis une différenciation adaptative, dans son milieu de peuplement naturel de Côte-d'Ivoire, par sélection de modifications dont certaines sont transmissibles par graines apomictiques ; d'autres ne peuvent l'être qu'au cours de la multiplication végétative au sens strict (marcottes, boutures).

Dans les conditions naturelles de Côte-d'Ivoire, le *Panicum maximum* (Graminée) se multiplie essentiellement suivant deux modes : par graines apomictiques et par marcottage [Pernes et Combes ([7])].

On étudie ici la différenciation des populations de phénotypes analogues, le type II, partout représenté dans l'aire d'extension de l'espèce en Côte-d'Ivoire. Elles constituent un ensemble qualitativement homogène, cependant finement structuré pour des caractéristiques quantitatives ; la différenciation phénotypique est en étroite liaison avec la localisation géographique des populations [Pernes et Combes ([7])].

La mise en évidence de cette différenciation a été réalisée en comparant en un même lieu (ORSTOM, Adiopodoumé) les multiplications végétatives, par éclats, de touffes récoltées en diverses localités.

On se propose de mettre en évidence la part de différenciation attribuable à l'un et l'autre des deux processus explicatifs possibles suivants :

1. Il s'agit d'acquisition de modifications atteignant le génome lui-même (mutations).

2. Dans les populations dont, en chaque localité, le mode de multiplication essentiel est le marcottage, se sont sélectionnées des différences d'expression de l'information génétique, auto-entretenues au cours des multiplications végétatives et, donc, conservées lors des essais.

On compare les diverses populations au moyen, d'une part, de clones maintenus par multiplication végétative au sens strict, d'autre part, d'ensembles d'individus issus de graines apomictiques. Les deux groupes correspondent à des plantes de génotypes identiques ; les différences, éventuellement observées entre eux, exprimeront des variations attribuables à des processus relevant de l'hypothèse 2. Grâce à l'existence de graines apomictiques, on peut donc comparer deux niveaux d'expression de l'information génétique de mêmes génotypes.

Ainsi 14 populations ivoiriennes de type II sont représentées chacune par des touffes obtenues en multipliant végétativement (éclats de souche) une unique touffe prélevée dans la population naturelle originale. Des graines apomictiques de chaque origine ont été récoltées. Ces graines ont été semées et ont donné des

plantes, dans des conditions écologiques identiques aux touffes issues d'éclats. Dans les deux séries, au même stade de floraison, et sur des nœuds de même niveau, des boutures ont été prélevées. Elles font l'objet de comparaison à partir de 11 caractères mesurés (poids de chaque touffe, p ; précocité ; nombre de talles, t ; nombre d'inflorescences ; caractéristiques d'inflorescences : longueur depuis le dernier nœud jusqu'à l'extrémité de l'inflorescence ; longueur depuis le verticille de base jusqu'à l'extrémité de l'inflorescence, Li ; longueur de la plus grande ramification du verticille de base ; nombre de ramifications de ce verticille ; caractéristiques du dernier limbe : longueur, largeur ; longueur de la dernière gaine, G).

Une analyse de variance (à six répétitions) permettra l'étude des deux facteurs suivants :

1. « Populations » avec 14 états.
2. « Mode de multiplication » avec 2 états (boutures réalisées à partir de touffes issues de graines apomictiques ; boutures réalisées à partir de touffes qui ne sont reliées aux populations naturelles que par une série de multiplications végétatives au sens strict).

Si des effets significatifs sont mis en évidence pour différents facteurs, ils montreront :

— pour le facteur « populations », qu'elles sont différenciées ;

— pour le facteur « mode de reproduction », qu'il existe une différence dans le niveau d'expression moyen du caractère ;

— pour l'interaction « populations × mode de reproduction », que l'expression des différences entre populations varie suivant qu'elle est analysée après passage, ou non, par graines apomictiques ;

— pour le facteur « populations » dans chaque série, qu'il existe, sous chaque mode de multiplication, une variation entre populations.

Le tableau récapitule les caractères pour lesquels l'interaction « populations × mode de multiplication » est statistiquement significative.

Dans tous les cas, les deux types de multiplication mettent en évidence une différenciation des populations. La variabilité phénotypique des populations naturelles de type II s'exprime donc sous deux modalités : une part se maintient à travers la multiplication par graines apomictiques, une autre part ne se transmet qu'au cours de la multiplication végétative au sens strict.

Pour obtenir, à partir de tous les caractères, une représentation globale des structures de différenciation des populations observables à travers l'un ou l'autre schéma de multiplication, on construit les dendrogrammes, à l'aide des indices de proximité. Ceux-ci sont analogues aux indices de similitude décrits par Sokal et Sneath ([9]). Ils sont établis pour des variables quantitatives à partir des comparaisons de moyennes faites à l'aide du test de Tukey pour chaque analyse de variance des caractères. Pour chaque caractère, une distance d_{ij} entre deux populations (i) et (j) est mesurée par le plus grand nombre, plus un, de populations dénombrables entre (i) et (j), statistiquement séparées les unes des autres et de (i) et (j).

TABLEAU

F calculés pour les caractères manifestant une interaction « populations × mode de multiplication »

Catégories	Population globale	Multi-plication	Interaction mult. × population	Population (dans « issues de graines »)	Population (dans « boutures »)
Degrés de liberté.....	13 140	1 140	13 140	13 56	13 70
p	13,19 (**)	1,24	2,44 (**)	9,79 (**)	6,57 (**)
log (t + 8) (***)	4,93 (**)	8,92 (**)	2,69 (**)	3,32 (**)	4,26 (**)
i	23,65 (**)	0,82	1,92 (*)	10,21 (**)	15,87 (**)
	13,06 (**)	18,35 (**)	3,05 (**)	7,24 (**)	7,97 (**)

(*) Significatif au seuil 0,05 ; (**) Significatif au seuil 0,01 ; (***) Pour une variable t qui suit une distribution binomiale négative de paramètre k, on rend la distribution normale par la transformation log ($t + k$).

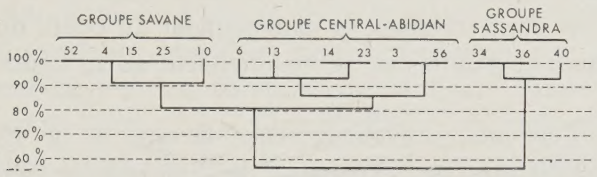

Fig. 1. — Dendrogramme après multiplication par graines

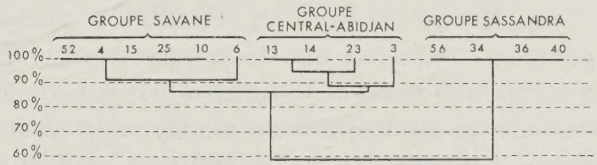

Fig. 2. — Dendrogramme sans multiplication par graines

Pour un caractère, si M est la distance maximale possible entre deux populations, on calcule $M - d_{ij}$. La sommation pour tous les caractères donne l'indice de proximité cherché qu'on exprime en pour cent relativement à la somme des distances maximales de tous les caractères. Les dendrogrammes sont établis, alors, comme il est indiqué dans Sokal et Sneath ([9]).

La comparaison des deux dendrogrammes (*fig.* 1 et 2) montre les deux différences essentielles suivantes :

— 56 quitte le groupe central-Abidjan pour rejoindre le groupe Sassandra.
— 6 quitte le groupe central-Abidjan pour rejoindre le groupe de savane.

La considération de la localisation des populations et de la carte climatique [Eldin ([3])] montre que la figure 1 est plus fidèle à la localisation et la figure 2 aux caractéristiques climatiques.

56, originaire de Grand-Lahou appartient aux *Panicum maximum* de type II du groupe central-Abidjan du point de vue de l'aire d'extension du groupe. Cependant, les caractéristiques du milieu sont beaucoup plus semblables à celles de

UNIV. LEIDEN BIBL.

Sassandra (déficit hydrique cumulé de plus de 400 mm à Grand-Lahou et Sassandra contre 200 mm à Abidjan ; saison sèche, en moyenne, plus longue de deux mois).

La différenciation entre le groupe central-Abidjan et le groupe Sassandra intéresse des modifications transmissibles par graines apomictiques, de même que celles qui différencient le groupe de savane du groupe central.

Cependant, la sélection naturelle a retenu, pour 56 en particulier, des modifications de l'expression de l'information génétique entretenues au cours des marcottages naturels, mode de multiplication normal de la population ; celles-ci lui permettent de s'ajuster à des conditions de milieu différentes (Sassandra) de celles du groupe central. De même, 6 rejoint le groupe de savane qui correspond à son milieu naturel, par modifications transmissibles au cours de la multiplication végétative seule.

L'ensemble du type II de la Côte-d'Ivoire a donc acquis une différenciation quantitative étroitement ajustée aux diverses caractéristiques d'environnement, et ce, par transformations dont certaines se maintiennent au cours du passage par des graines apomictiques et d'autres ne se maintiennent qu'au cours de la multiplication végétative.

Ainsi, avons-nous mis en évidence, chez le type II de *Panicum maximum*, l'existence de modifications de l'expression de l'information génétique transmises par multiplication végétative. Chez d'autres plantes supérieures de position systématique diverse, de tels processus ont déjà été mis en évidence [Goebel (4) ; Massart (5) ; Bancilhon, Nozeran et Roux (1) ; Pfirsch (8)]. Breese (2) et Nielsen (6) ont montré chez certaines Graminées que des comportements de ce type peuvent être utilisés pour la sélection. Il en est de même chez le type II du *Panicum maximum*. En outre, notre travail montre que les processus d'adaptation des plantes de ce groupe aux diverses conditions naturelles de la Côte-d'Ivoire ne sont pratiquement pas le fait de la reproduction sexuée. Ils passent, par contre, pour une part importante, par des différenciations transmises par multiplication végétative (marcottes, boutures), une autre part l'étant par les graines apomictiques.

Le Professeur Nozeran nous a suggéré l'hypothèse essentielle que cette étude tente de mettre à l'épreuve.

(*) Séance du 6 avril 1970.

(1) L. Bancilhon, R. Nozeran et J. Roux, *Natur. Monspel.*, série Botanique, 15, 1963, p. 5.
(2) E. L. Breese, M. D. Hayward et A. C. Thomas, *Heredity*, 20, 1965, p. 367.
(3) M. Eldin et A. Daudet, *Carte bioclimatologique de la Côte-d'Ivoire*, ORSTOM, 1967.
(4) K. Goebel, *Einleintung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen Teubner*, 1908.
(5) J. Massart, *Mémoires Acad. Roy. Belgique*, Classe Sciences, 2e série, 5, 1924.
(6) E. L. Nielsen, *Amer. J. Bot.*, 55, 1968, p. 116.
(7) J. Pernes et D. Combes, *Cah. ORSTOM*, série Biologie, 1969 (sous presse).
(8) E. Pfirsch, *Ann. S. Nat.*, 12e série, 6, 1965, p. 339.
(9) R. R. Sokal et P. H. A. Sneath, *Principles of numerical taxonomy*, Freeman, 1963.

(*Laboratoire de Génétique, ORSTOM, Adiopodoumé,*
B. P. nº 20, *Abidjan, Côte-d'Ivoire* ;
Laboratoire de Morphologie végétale expérimentale, associé au C. N. R. S..
Bâtiment 360, *Faculté des Sciences*, 91-*Orsay, Essonne*.)

16. — Imp. JOUVE, 12, rue de Tournon, Paris (6e)
Imprimé en France

C. R. Acad. Sc. Paris, t. 270, p. 782-785 (9 février 1970) Série D

CYTOTAXINOMIE. — *Variations dans les nombres chromosomiques du* Panicum maximum *Jacq. en relation avec le mode de reproduction.* Note (*) de MM. **Daniel Combes** et **Jean Pernes,** transmise par M. Louis Emberger.

L'existence de populations diploïdes sexuées en Afrique de l'Est complète la série polyploïde de base 8 du complexe agamique *Panicum maximum* Jacq., le plus souvent tétraploïde ($2n = 32$) et très polymorphe. Les populations géographiquement proches des diploïdes sont tétraploïdes et de phénotypes variables. D'autres niveaux de ploïdie ont été observés dans des descendances et de rares populations de Côte-d'Ivoire.

Le *Panicum maximum* est très répandu dans le monde intertropical, à la fois comme plante de pâturage et sous forme de populations naturelles. Sa variabilité phénotypique est considérable. La quasi-totalité de ses représentants a le nombre chromosomique $2n = 32$, nombre régulièrement donné dans la littérature [(1), (7), (3)]. On peut supposer qu'il s'agit d'un autotétraploïde de nombre de base $x = 8$ (5).

Son mode de reproduction est une apomixie facultative. Il s'agit d'une aposporie qui produit une descendance constituée approximativement par 97 % de plantes identiques à la plante mère et 3 % de phénotypes distincts. Parmi ces derniers, une proportion d'environ 65 % est à $2n = 32$ et résulte de la fécondation d'une oosphère réduite par un pollen réduit (5). Les 35 % restants correspondent à des nombres chromosomiques différents. Le taux de reproduction sexuée normale, évalué sur les descendances, est, ainsi, d'environ 2 % (65 % × 3 %).

Ce taux de 2 % est très stable. Ainsi, chez les tétraploïdes, il a été observé dans les divers cas suivants :

1. En autopollinisation aussi bien qu'en allopollinisation ;
2. Quel que soit le phénotype (à des fluctuations mineures près) ;
3. Pour des conditions de milieu différentes lors de la formation de la graine [ces mêmes chiffres ont été obtenus par Warmke à Porto-Rico (7), dans les descendances produites en Côte-d'Ivoire (5) et sur des lots de graines que nous avons récoltées en Afrique de l'Est] ;
4. Même dans les plantes déjà issues de cette reproduction sexuée (la possibilité d'une sélection généalogique pour le taux de sexualité, dans l'état actuel de nos travaux, n'a pu être démontrée).

Remarquons que ce taux est très loin de celui qui peut être estimé à partir de la fréquence (25 %) de sacs embryonnaires réduits [(7), (5)].

I. Variation des nombres chromosomiques observée dans les descendances. — *a.* Le reste des phénotypes nouveaux apparus dans les descendances par graines est associé à des nombres chromosomiques différents de $2n = 32$.

Une part importante est hexaploïde ($2n = 48$), résultant probablement de la fécondation d'une oosphère non réduite par un pollen réduit (5).

Le reste est constitué de plantes à nombres chromosomiques divers, aneuploïdes (31, 36, 37, 38 ont été observés).

b. La descendance, en *autopollinisation*, d'un hexaploïde s'est avérée nettement plus variable que celle des tétraploïdes : 14 % au lieu de 3 % de phénotypes distincts

de la plante mère. Cette variabilité est, pour une bonne part, réalisée à l'intérieur du nombre $2n = 48$.

Des triploïdes ($2n = 24$) ont été obtenus. Leur origine est probablement le résultat du développement d'une oosphère réduite, sans fécondation.

Le nombre $2n = 9x = 72$ a été observé ; il peut être la conséquence de la fécondation d'une oosphère non réduite (48) par un pollen réduit (24) ; ce serait donc un mécanisme identique à celui qui ferait dériver les hexaploïdes de tétraploïdes.

En *libre pollinisation*, dans la descendance d'un hexaploïde, le nombre $2n = 8x = 64$ résulte, très vraisemblablement, de la fécondation d'un sac embryonnaire non réduit par un pollen réduit d'un tétraploïde voisin (48 + 16).

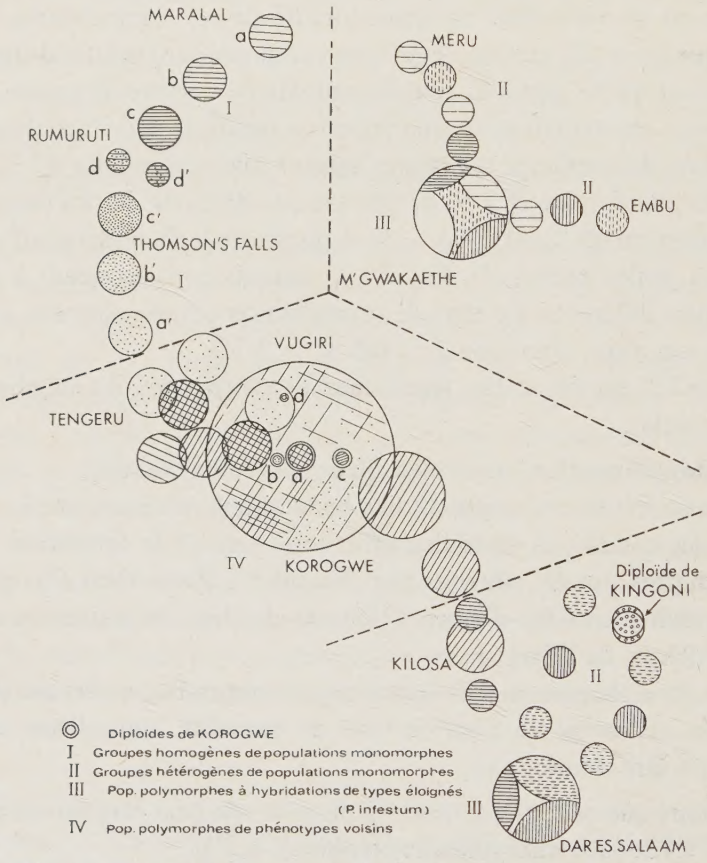

Fig. 1. — Schéma de divers ensembles de populations du *P. maximum* et de leur localisation approximative en Afrique de l'Est

II. VARIATION DES NOMBRES CHROMOSOMIQUES DANS LES POPULATIONS NATURELLES. — a. *Populations naturelles ivoiriennes.* — Quelques rares populations monomorphes peu abondantes sont hexaploïdes ($2n = 48$). En outre, trois populations pentaploïdes ($2n = 40$) ont été observées. Leur proximité avec des populations tétraploïdes et hexaploïdes permet de penser que ce nombre peut résulter d'un croisement normal entre les tétraploïdes et les hexaploïdes.

Une très petite population à $2n = 38$, voisine d'une des trois populations à $2n = 40$, peut en être issue par perte de deux chromosomes.

b. *Populations naturelles d'Afrique de l'Est.* — La très grande variabilité des populations naturelles d'Afrique de l'Est se manifeste à travers divers types d'ensembles de populations que l'on peut regrouper dans les 4 catégories suivantes : I, II, III, IV, représentées dans la figure 1.

I. On rencontre dans certaines zones des groupes de populations monomorphes faiblement différentes les unes des autres (région de Maralal-Rumuruti) groupe I, *a*, *b*, *c* et groupe I *a'*, *b'*, *c'*. Les phénotypes sont très différents d'un groupe à l'autre et l'on peut observer, à leur contact, des populations d'un phénotype nouveau (*fig.* 1, I *d* et *d'*) n'appartenant à aucun des deux groupes.

II. Des populations monomorphes de phénotypes largement distincts ont été observées à plusieurs reprises (entre Meru et Embu, de Nairobi à Namanga, de Nairobi à Monbasa, de Dar es Salaam à Kilosa).

III. Des populations polymorphes constituées de phénotypes très tranchés, existent parmi les populations précédentes (M'Gwakaethe entre Meru et Embu, Voi entre Nairobi et Monbasa, Dar es Salaam).

IV. Une région très étendue, où le *Panicum maximum* est la graminée dominante et présente une grande variabilité phénotypique ; celle-ci marque plus de continuité que dans les groupes de populations précédents.

Toutes ces populations sont tétraploïdes à deux exceptions près où des plantes diploïdes ($2n = 16$) ont été récoltées :

a. Le groupe de populations diploïdes le plus important est situé dans la région de Korogwe (catégorie IV). Il s'agit essentiellement d'une assez grande population (*fig.* 1, IV *a*) où coexistent des tétraploïdes et des diploïdes variables et des populations secondaires (*fig.* 1, IV *b* et *c*) distantes de quelques kilomètres (dont l'une est entièrement diploïde). A une trentaine de kilomètres, dans les contreforts des monts Usambara (Vugiri), d'autres diploïdes ont été récoltés (*fig.* 1, IV *d*).

b. A une dizaine de kilomètres de Bagamoyo (à environ 300 km de Korogwe) dans les marais du Kingoni (*fig.* 1), une vaste population, dont le phénotype d'ensemble est très particulier (entre-nœuds très courts et très nombreux), est composée de diploïdes et de tétraploïdes.

Les sacs embryonnaires de tous ces diploïdes sont tous du type réduit. Il existe des ovaires dépourvus de sacs embryonnaires (de 0 à 50 % suivant les plantes observées). Les métaphases de la division réductionnelle des cellules mères de pollen présentent 8 bivalents. Un lot de graines récoltées sur un de ces diploïdes a donné une descendance hétérogène. *Ces plantes diploïdes sont donc entièrement sexuées et s'opposent, ainsi, à tous les autres représentants de l'espèce dont l'apomixie est quasi absolue.*

Conclusions. — Le *Panicum maximum* présente une série polyploïde complète de base 8 que l'on peut résumer par un schéma (*fig.* 2).

Le niveau diploïde est, seul, entièrement sexué ; la polyploïdie est associée à l'apomixie facultative comme cela a déjà été constaté pour d'autres complexes agamiques [*cf.* revue d'ensemble dans Stebbins (6) et les études de Harlan et de Wet (2) sur le complexe *Dichanthium-Botriochloa*].

Une particularité du *Panicum maximum* est que le taux d'apomixie le plus élevé est acquis dès le niveau tétraploïde et semble pouvoir diminuer au niveau hexaploïde. Ceci apparaît comme une exception à l'observation habituelle d'un renforcement de l'apomixie avec le niveau de ploïdie.

La notion de complexe agamique semble tout à fait convenir au groupe *Panicum maximum* auquel il faudrait adjoindre les espèces classées sous le nom de *Panicum infestum* Anders et *Panicum trichocladum* K. Schum dont le nombre chromosomique est $2n = 32$ (ou 48), le taux d'apomixie également 98 % et qui donnent des phénotypes intermédiaires avec le *Panicum maximum* dans les populations où ils coexistent [certaines populations de la catégorie III (*fig.* 1), M'gwakaethe, Dar es Salaam]. L'hypothèse de Jauhar et Joshi ([4]) faisant dériver le *P. maximum* d'espèces à $2n = 36$ par perte de 4 chromosomes doit donc être rejetée.

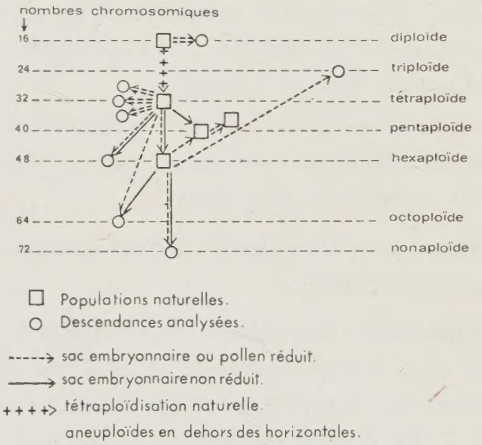

Fig. 2. — Représentation schématique de la série polyploïde observée chez le *P. maximum*. D'autres passages entre les niveaux de ploïdie sont possibles ; seuls sont tracés ceux qui peuvent être tenus pour très vraisemblables, sinon assurés.

Ce complexe est formé à partir du nombre $x = 8$, dont l'origine se situe probablement dans des populations diploïdes du type de celles que nous avons découvertes au Kenya. Un argument à cette manière de voir est apporté par la présence de quadrivalents dans les méioses des cellules mères de pollen chez les plantes à $2n = 32$; celles-ci devraient donc être interprétées comme autotétraploïdes. Un autre argument s'appuie sur l'irrégularité de la méiose chez ces dernières, opposée à l'extrême régularité de celle des diploïdes ; ceci ne nous semble pas en faveur de l'hypothèse qui attribuerait l'origine des diploïdes découverts à une haploïdisation.

(*) Séance du 19 janvier 1970.

(1) C. D. Darlington et A. P. Wylie, *Chromosome Atlas of flowering plants*, Allen et Unwin, 1955.
(2) J. R. Harlan et J. M. J. de Wet, *Crop. Sc.*, 3, 1963, p. 314.
(3) C. Hsu, *Journ. Fac. Sc. Univ.*, Tokyo, 3, 9, 1965, p. 43.
(4) P. P. Jauhar et A. B. Joshi, *Bull. Bot. Surv. India*, 834, 1966, p. 287.
(5) J. Pernes et D. Combes, *Cahiers de l'ORSTOM* (à paraître).
(6) G. L. Stebbins, *Variation and Evolution in Plants*, Columbia Univer. Press, 1950.
(7) H. E. Warmke, *Amer. Jour. Bot.*, 41, 1954, p. 5.

(D. C., J. P., *Laboratoire de génétique ORSTOM Adiopodoumé*, B. P. n° 20, *Abidjan, Côte-d'Ivoire*;
Laboratoire de Morphologie végétale expérimentale, associé au C. N. R. S., Bâtiment 360, *Faculté des Sciences*, 91-*Orsay, Essonne*.)

6. — Imp. JOUVE, 12, rue de Tournon, Paris (6e)
Imprimé en France